

УДК 576.895.775 : 599.323.4

# НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ ИМАГО БЛОХ НА ПРИМЕРЕ ПЯТИ ВИДОВ (SIPHONAPTERA) НА ПОЛУДЕННЫХ ПЕСЧАНКАХ

В. С. Агеев, О. С. Сержанов, А. С. Аржанникова, Т. Т. Тлегиенов

Многолетние наблюдения (1966—1981 гг.) на юге Волго-Уральских песков показали, что межвидовые отношения имаго 5 совместно обитающих видов блох — специфических паразитов полуденных песчанок — развиваются по принципу Гаузе. Основным механизмом устранения межвидовой конкуренции за хозяина является разная сезонность паразитирования видов. Во все сезоны года, независимо от смены одних видов блох другими, их численность на зараженном хозяине поддерживается на стабильном уровне, который регулируется путем перераспределения блох в популяции хозяина.

Перекрытие ареалов и паразитирование нескольких видов блох в популяциях специфического хозяина имеет широкое распространение. Однако до сих пор сравнительное изучение таких группировок и выяснение биологических свойств видов, допускающих из совместное обитание, не нашли достаточного места в паразитологических исследованиях. Методологической основой подобных работ является принцип Гаузе или «принцип конкурентного исключения», согласно которому для видов с одинаковыми потребностями характерна экологическая разобщенность. Имеются данные, что основным фактором, позволяющих нескольким видам блох сосуществовать в популяции одного хозяина, является их разная сезонность паразитирования. Впервые эта особенность была отмечена у сусликовых блох (Вагнер, Иофф, 1926; Гришина, Степанов, 1928) и позднее подтверждена для других экологических группировок (Жовтый, 1969; Дарская, 1977; Day a. Benton, 1980). В случае одновременного паразитирования некоторые, обычно более стационарные виды блох способны избегать межвидовой конкуренции благодаря различной локализации на теле хозяина (Иофф, 1950; Prasad, 1972).

Учитывая то, что как характер конкуренции между особями нескольких видов блох, так и взаимоотношение подобных группировок с хозяином недостаточно изучены и такие данные могут быть полезны для расшифровки закономерностей эпизоотического процесса в природных очагах чумы, мы попытались дать количественную оценку указанным явлениям. В качестве объекта исследования использованы блохи полуденной песчанки, о которых мы располагаем наиболее достоверными данными, полученными в результате многолетних наблюдений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в южной части Волго-Уральского песчаного очага чумы в окрестностях пос. Ганюшкино. В условиях стационара нами изучались природные популяции 5 совместно обитающих видов блох: *Xenopsylla conformis* Wagn., *Nosopsyllus laeviceps* (Wagn.), *Coptopsylla lamellifer* Wagn., *Rhadinopsylla cecestis* Roths. и *Ctenophthalmus dolichus* Roths. Имаго перечисленных видов адаптированы к обитанию на теле и в убежищах полуденных песчанок (среда 1-го и 2-го порядков по В. А. Догелю, 1947), однако хозяева являются ведущим элементом среды, так как служат единственным источником пищи для

имаго. Это позволило использовать зверьков в качестве наиболее удобных объектов для сбора блох во все сезоны года и дало возможность изучить активность нападения разных видов блох на хозяина, периоды их паразитирования и характер межвидовых отношений паразитов друг с другом и со своим хозяином. Для получения статистически достоверных данных ежемесячно на протяжении 16 лет (1966—1981 гг.) отлавливали и осматривали на наличие эктопаразитов не менее 30 полуденных песчанок. Общий объем изученного материала приведен в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Результаты многолетних сборов блох с полуденных песчанок, суммарно по месяцам 1966—1981 гг.

|                         | Месяц         |               |                |                  |                  |                |
|-------------------------|---------------|---------------|----------------|------------------|------------------|----------------|
|                         | I             | II            | III            | IV               | V                | VI             |
| Отловлено зверьков      | 2504          | 2839          | 9373           | 21 960           | 11 980           | 5189           |
| Из них с блохами        | 440           | 547           | 2493           | 12 101           | 4187             | 1836           |
| Собрано блох по видам:  |               |               |                |                  |                  |                |
| <i>X. conformis</i>     | 37<br>(3.0)   | 32<br>(3.4)   | 2493<br>(31.5) | 28 396<br>(57.2) | 11 884<br>(84.2) | 5576<br>(93.7) |
| <i>N. laeviceps</i>     | 425<br>(34.0) | 589<br>(62.1) | 4948<br>(62.5) | 20 190<br>(40.7) | 2216<br>(15.7)   | 376<br>(6.3)   |
| <i>Copt. lamellifer</i> | 4<br>(0.3)    | 0<br>(0.0)    | 0<br>(0.0)     | 0<br>(0.0)       | 0<br>(0.01)      | 0<br>(0.0)     |
| <i>R. cedeitis</i>      | 188<br>(15.0) | 91<br>(9.6)   | 346<br>(4.4)   | 758<br>(1.5)     | 7<br>(0.04)      | 0<br>(0.0)     |
| <i>Ct. dolichus</i>     | 597<br>(47.7) | 237<br>(24.9) | 128<br>(1.6)   | 314<br>(0.6)     | 12<br>(0.06)     | 0<br>(0.0)     |
| Всего блох:             | 1251          | 949           | 7915           | 49 658           | 14 119           | 5952           |

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

|                         | Месяц          |                |                |                |                |               |
|-------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|
|                         | VII            | VIII           | IX             | X              | XI             | XII           |
| Отловлено зверьков      | 4325           | 4223           | 11 019         | 23 760         | 7072           | 2543          |
| Из них с блохами        | 1082           | 1052           | 3272           | 7186           | 2109           | 482           |
| Собрано блох по видам:  |                |                |                |                |                |               |
| <i>X. conformis</i>     | 2572<br>(97.6) | 2673<br>(95.5) | 2267<br>(35.5) | 5438<br>(32.5) | 1645<br>(29.9) | 239<br>(15.8) |
| <i>N. laeviceps</i>     | 66<br>(3.4)    | 124<br>(4.4)   | 2189<br>(34.3) | 6499<br>(38.9) | 2275<br>(41.3) | 520<br>(34.3) |
| <i>Copt. lamellifer</i> | 0<br>(0.0)     | 0<br>(0.0)     | 1925<br>(3.01) | 4435<br>(26.5) | 386<br>(7.0)   | 21<br>(1.4)   |
| <i>R. cedeitis</i>      | 0<br>(0.0)     | 0<br>(0.0)     | 0<br>(0.0)     | 146<br>(0.9)   | 954<br>(17.3)  | 564<br>(37.2) |
| <i>Ct. dolichus</i>     | 0<br>(0.0)     | 1<br>(0.04)    | 8<br>(0.1)     | 196<br>(1.2)   | 242<br>(4.5)   | 171<br>(11.3) |
| Всего блох:             | 2818           | 2798           | 6389           | 16 714         | 5502           | 1515          |

Примечание. В скобках — процент особей данного вида в месячном сборе блох.

Следует отметить, что до создания стационара регулярные наблюдения на этой территории не проводились. Имеющиеся литературные данные (Колпакова, 1944; Дудникова, 1951; Дойников и др., 1955) касаются в основном центральной и северной частей Волго-Уральских песков и затрагивают небольшой промежуток времени (2—3 года).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что рассматриваемым видам блох свойственна разная сезонность паразитирования имаго. Мы считаем это наиболее существенным факто-

ром, устраняющим межвидовую конкуренцию за хозяина и допускающим совместное обитание специфических видов. По времени нападения на хозяев (рис. 1) четко выделяются осенние (*Copt. lamellifer*) и осенне-зимние (*Rh. cedeatis* и *Ct. dolichus*) виды. *X. conformis* и *N. laeviceps* встречаются на зверьках круглогодично, однако периоды наибольшей активности у них ограничены соответственно теплой и холодной половиной года. Интересно отметить, что для каждого вида характерны определенные сроки, когда они могут численно преобладать над остальными специфическими видами. Продолжительность этих периодов по годам (рис. 2) непостоянна и может колебаться в пределах от 3 до 9 мес. у круглогодичных паразитов и от 1 до 2 мес. — у остальных видов блох. *X. conformis* доминирует, как правило, с апреля по сентябрь. *N. laeviceps* преуспевает в оставшееся время года и лишь в отдельные месяцы некоторых лет

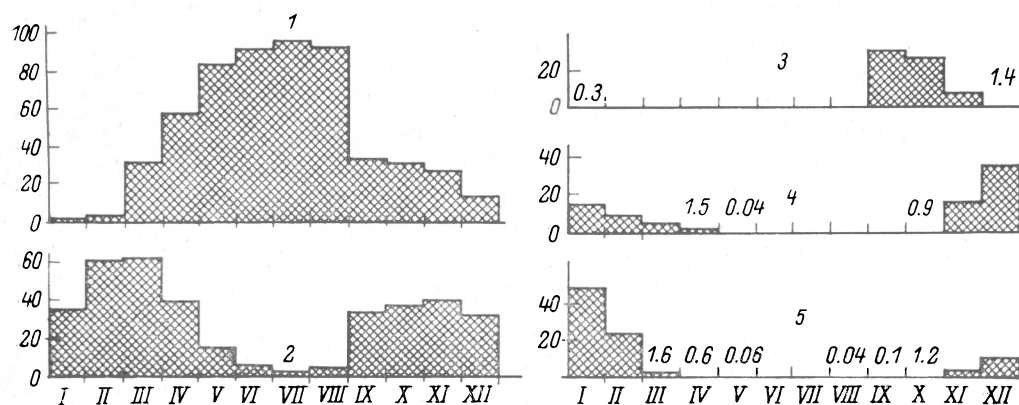


Рис. 1. Периоды паразитирования и количественное соотношение 5 специфических видов блох, по данным многолетних (1966—1981 гг.) сборов с полуденных песчанок.

1 — *X. conformis*; 2 — *N. laeviceps*; 3 — *Copt. lamellifer*; 4 — *Rh. cedeatis*; 5 — *Copt. dolichus*. По оси абсцисс — месяц паразитирования имаго в годовом цикле блох; по оси ординат и цифры на гистограмме — среднее многолетний месячный индекс доминирования вида (в %).

может уступать по численности *Copt. lamellifer* (сентябрь, октябрь), *Rh. cedeatis* (декабрь) и *Ct. dolichus* (январь, февраль). Максимальные индексы доминирования *X. conformis* отмечены в июле и августе (99.9%), *N. laeviceps* — в марте (96.3%), *Copt. lamellifer* — в октябре (68.1%), *Rh. cedeatis* — в декабре (51.0%) и *Ct. dolichus* в феврале (83.7%).

Различия в сезонности паразитирования, наблюдаемые у этих видов, можно считать родовыми различиями, так как они характерны (по крайней мере в пустынной части Палеарктики) и для других представителей упомянутых родов, имеющих иные ареалы и иных хозяев. У этих родов, по-видимому, заимствованных песчанками от каких-то прежних хозяев, свойственные им годовые циклы могли возникнуть как до перехода на песчанок, так и в процессе эволюции и расселения последних (Кучерук, Дарская, 1981). Наибольшая по сравнению с тремя другими видами продолжительность периодов паразитирования имаго в годовом цикле *X. conformis* и *N. laeviceps* свидетельствует, на наш взгляд, о наибольшей адаптации всех их стадий развития к гигротермическому режиму нор полуденных песчанок в местных условиях.

Имаго блох конкурируют за кровь хозяина, и естественный отбор благоприятствует тому режиму питания, который оказывает наименьшее давление на хозяина. По нашим расчетам на 1 зараженную полуденную песчанку приходится в среднем 3.1 блохи. Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что средние месячные показатели интенсивности заражения ограничены небольшим интервалом изменений, однако их колебания далеко не случайны и поддаются прогнозированию. Корреляционный анализ показал наличие сильной прямой связи ( $r=0.7$  при  $n=188$ ) между величиной этого показателя и экстенсивностью заражения блохами популяции хозяина. Зная процент зараженных хозяев ( $X$ ), с помощью уравнения регрессии ( $Y=0.0397X+1.1444 \pm \pm 0.7756$ ) можно рассчитать средние месячные показатели ( $Y$ ) и пределы интенсивности заражения песчанок специфическими блохами. Ретроспективная про-

верка показала, что на фоне постоянно изменяющейся плотности зверьков и блох число последних, приходящееся на одну зараженную песчанку, сравнительно редко превышает расчетные уровни. Это свидетельствует о наличии ре-

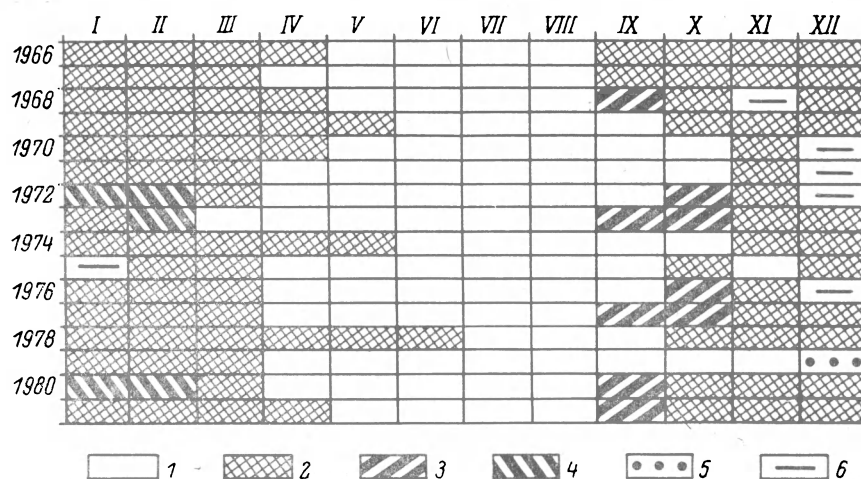


Рис. 2. Периоды доминирования специфических видов блох в шерсти полуденных песчанок в 1966—1981 гг.

1 — *X. conformis*; 2 — *N. laeviceps*; 3 — *Copt. lamellifer*; 4 — *Ct. dolichus*; 5 — *Rh. cecidistis*; 6 — данные отсутствуют. По оси абсцисс — месяц наблюдения, по оси ординат — год наблюдения.

гуляторных механизмов, поддерживающих систему блоха — грызун в состоянии равновесия. Тесная связь двух отмеченных выше показателей показывает, что одним из способов регуляции интенсивности заражения зверьков является перераспределение блох в популяции хозяина. В том случае, когда популяция зверьков заражена полностью и продолжается дальнейший рост популяции блох, возможен иной путь регуляции. По литературным данным (Janion, 1979),

Таблица 2  
Среднемесячные показатели интенсивности заражения полуденных песчанок специфическими видами блох (блох на 1 зараженное животное)

| Год                           | Заражено по месяцам |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |
|-------------------------------|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                               | I                   | II        | III       | IV        | V         | VI        | VII       | VIII      | IX        | X         | XI        | XII       |
| 1966                          | 1.6                 | 2.4       | 2.3       | 3.1       | 2.5       | 4.3       | 1.3       | 1.5       | 3.0       | 2.5       | 1.8       | 1.4       |
| 1967                          | 3.2                 | 1.0       | 2.8       | 3.0       | 3.7       | 2.2       | 1.1       | 1.6       | 2.4       | 1.6       | 1.5       | 1.6       |
| 1968                          | 1.6                 | 1.5       | 2.8       | 2.6       | 3.2       | 2.0       | 1.0       | 2.0       | 1.7       | 1.8       | —         | 1.0       |
| 1969                          | 4.0                 | 1.0       | 3.0       | 2.5       | 1.9       | 1.6       | 1.0       | 1.2       | 1.4       | 1.6       | 1.0       | 1.5       |
| 1970                          | 2.7                 | 1.4       | 1.8       | 1.9       | 1.6       | 1.6       | 2.9       | 1.3       | 2.1       | 2.5       | 2.5       | 0.0       |
| 1971                          | 2.4                 | 1.8       | 3.5       | 4.9       | 3.4       | 3.0       | 2.9       | 2.7       | 2.3       | 2.1       | 2.0       | —         |
| 1972                          | 1.0                 | 3.4       | 2.0       | 4.9       | 4.8       | 4.6       | 3.1       | 3.1       | 2.5       | 2.8       | 2.2       | 0.0       |
| 1973                          | 1.0                 | 3.5       | 3.9       | 7.3       | 6.1       | 4.5       | 1.6       | 2.9       | 1.5       | 1.7       | 1.5       | 1.1       |
| 1974                          | 1.1                 | 1.6       | 1.8       | 1.5       | 1.4       | 1.8       | 1.9       | 2.9       | 1.8       | 2.2       | 2.3       | 1.0       |
| 1975                          | —                   | 1.9       | 2.9       | 6.0       | 2.6       | 2.7       | 3.9       | 3.3       | 2.1       | 3.1       | 3.0       | 2.8       |
| 1976                          | 1.6                 | 1.1       | 1.8       | 5.6       | 5.7       | 5.7       | 6.7       | 4.4       | 2.3       | 3.0       | 4.2       | —         |
| 1977                          | 3.4                 | 1.6       | 3.6       | 4.5       | 1.9       | 1.7       | 1.3       | 1.5       | 1.3       | 1.3       | 1.2       | 1.3       |
| 1978                          | 1.2                 | 1.2       | 2.4       | 2.1       | 1.3       | 1.2       | 1.1       | 1.6       | 2.0       | 1.8       | 2.1       | 1.4       |
| 1979                          | 1.4                 | 1.7       | 3.8       | 4.2       | 3.2       | 3.3       | 4.2       | 2.2       | 1.7       | 3.4       | 5.7       | 7.3       |
| 1980                          | 6.4                 | 2.7       | 1.7       | 6.2       | 5.7       | 4.2       | 1.4       | 1.6       | 1.8       | 2.1       | 1.7       | 1.6       |
| 1981                          | 1.6                 | 1.4       | 1.3       | 2.0       | 1.8       | 1.1       | 1.1       | 1.0       | 2.1       | 1.4       | 1.1       | 1.3       |
| Средне-много-летняя           | 2.8 ± 0.4           | 1.7 ± 0.4 | 3.2 ± 0.2 | 4.1 ± 0.5 | 3.4 ± 0.4 | 3.2 ± 0.4 | 2.6 ± 0.4 | 2.7 ± 0.3 | 1.9 ± 0.3 | 2.3 ± 0.3 | 2.6 ± 0.4 | 3.1 ± 0.6 |
| Средняя многолетняя 3.1 ± 0.1 |                     |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |

при повышении численности блох сокращается время их пребывания на грызунах и ускоряется обмен особями между норой и телом хозяина.

Таким образом, таксоценоз блох полуденной песчанки является примером эффективной адаптации видов друг к другу, основанной на таком режиме питания паразитов, который оказывает наименьшее давление на хозяина.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На юге Волго-Уральских песков основными объектами конкуренции имаго 5 специфических видов блох, паразитирующих на полуденных песчанках, являются тело и кровь хозяина. Устранение конкуренции за эти экологические ниши и совместное обитание возможно благодаря разной сезонности паразитирования видов. По нашим данным, межвидовая конкуренция свойственна и личинкам, которые избегают ее тем, что в ограниченном пространстве гнезда выплывают в разные сроки (*Ctenophthalmus*, *Rhadinopsylla*, *Nosopsyllus*) или при совпадении сроков выплода локализуются в разных ярусах норы (*Xenopsylla*, *Nosopsyllus*).

Для группировки имагинальных стадий этих видов характерен такой режим питания, при котором паразиты оказывают наименьшее давление на хозяина. Средние месячные показатели интенсивности заражения блохами полуденных песчанок ограничены небольшим интервалом изменений, величина которых положительно коррелирует с экстенсивностью заражения хозяев и поддается вычислению с помощью уравнения регрессии. На фоне постоянно изменяющейся плотности популяции хозяина и паразита количество блох, приходящееся на одну зараженную песчанку, регулируется путем перераспределения блох в популяции хозяина.

#### Л и т е р а т у р а

- Вагнер Ю. Н., Иофф И. Г. О блохах сусликов (и тушканчиков) в связи с их ролью в распространении чумы в приволжских степях. — Вест. микробиол. и эпидемиол. (Саратов), 1926, т. 5, вып. 1—2, с. 57—100.
- Гришина П. К., Степанов И. В. Посезонное изменение состава блох в норах суслика *Citellus ruggiaei* в Уральской губ. — Тр. I Всесоюз. противочумн. совещ. (Саратов), 1928, с. 275—277.
- Дарская Н. Ф. Особенности образа жизни блох песчанок. — В сб.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977, с. 226—230.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз, 1947. 372 с.
- Дойников А. В., Деревянченко К. И., Казанцева Ю. М., Чернова Н. И. Блохи грызунов песчаной зоны левобережья Астраханской области. — Сб. тр. Астрахан. противочумн. станции (Астрахань), 1955, вып. 1, с. 302—355.
- Дудникова А. Ф. Материалы по экологии блох полуденных и гребенчиковых песчанок. — Тр. ин-та «Микроб» (Саратов), 1951, вып. 1, с. 225—233.
- Жовтый И. Ф. Изучение состава и закономерностей количественных изменений совокупностей популяций блох грызунов и зайцеобразных Сибири и Дальнего Востока. — Докл. Иркут. противочумн. ин-та, Кызыл, 1969, вып. 8, с. 299—305.
- Иофф И. Г. Алакург. — В сб.: Эктопаразиты. Вып. 2. М., 1950, с. 4—29.
- Колпакова С. А. К экологии блох полуденных песчанок (*Pallasomys meridianus* Pall.) в связи с эпидемиологическим значением в Волго-Уральских песках. — Автореф. канд. дис., Саратов, 1944.
- Кучерук В. В., Дарская Н. Ф. Блохи песчанок: хозяева, распространение, родственные связи. — В сб.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1981, с. 198—203.
- Day J. F., Benton A. H. Population dynamics and coevolution of adult siphonapteran parasites of the southern flying squirrel (*Glaucomys volans volans*) — Amer. Midland Natur., 1980, vol. 103, N 2, p. 333—338.
- Janiou S. M. Ecological control of parasite-host system. — Polish Ecologic. Stud., 1979, vol. 5, N 2, p. 61—96.
- Prasad R. S. Different site selections by the rat fleas *Xenopsylla cheopis* (Roths.) and *X. astia* (Roths.) (Siphonaptera, Pulicidae). — Ent. Month., Mag. 1972, vol. 108, p. 63—65.

Среднеазиатский научно-исследовательский  
противочумный институт, Алма-Ата;  
Гурьевская противочумная станция, Гурьев

Поступило 14 V 1982

SOME PECULIARITIES OF INTERSPECIFIC INTERACTIONS OF IMAGINAL STAGES  
OF FIVE SPECIES OF FLEAS (SIPHONAPTERA) ON GERBILLS MERIONES  
MERIDIANUS

V. S. Ageyev, O. S. Serzhanov, A. S. Arzhannikova, T. T. Tlegenov

S U M M A R Y

Many years of observations (1966—1981) in the southern part of Volga-Ural sands prove interspecific interactions between five species of fleas, specific parasites of *Meriones meridianus*, following the Gause's principle. The major mechanism for avoiding interspecific competition for the host is a temporal separation of the five species of fleas. During every season of the year, independent of the exchange of one species of fleas by others, their number on the infested host is maintained on the stable level which is regulated by overdispersion of fleas in the host population.

---